

REMARQUES SUR LA CLASSIFICATION ET LA PHYLOGÉNIE
DES MASTODONTES SUD-AMÉRICAINS.

Par Robert HOFFSTETTER.

Dans une note préliminaire, G. G. SIMPSON et C. DE PAULA COUTO (1955) annoncent la prochaine publication d'une monographie sur les Mastodontes du Brésil, et font connaître les résultats essentiels de leur étude. On peut résumer comme suit leurs conclusions :

a) Si l'on fait abstraction de quelques spécimens du S W du Brésil, qui sont peut-être des *Stegomastodon*, les Mastodontes brésiliens appartiennent à une seule espèce, *waringi* Holland 1920, qui entre dans le genre *Haplomastodon* Hoffstetter 1950. — b) Les espèces *H. waringi* (Holland 1920) du Brésil, *H. chimborazi* (Proaño 1922) des Andes équatoriennes et *H. guayasensis* Hoffstetter 1952 du littoral Pacifique, sont synonymes et doivent recevoir le premier de ces noms. — c) Une population de *H. waringi*, récoltée à Araxá, montre que, selon les individus, l'atlas et l'axis possèdent soit deux trous transversaires, soit un seul (les deux côtés étant alors asymétriques), soit aucun. Les auteurs en concluent qu'il s'agit d'une variation individuelle sans aucune signification taxinomique. — d) *Haplomastodon* est valide, mais, étant donné que l'absence des foramens transversaires de l'atlas n'est pas constante dans le genre, celui-ci est essentiellement caractérisé par l'association de défenses simplement courbées, non spiralées, et dépourvues d'émail à l'état adulte, avec des molaires usées en trèfles simples. — e) On a « supposé » que *Haplomastodon* possédait un crâne élevé, mais il y a des présomptions pour que ce crâne ait été plutôt bas, assez similaire à celui de *Cuvieronius*, ce qui conduit les auteurs à séparer *Haplomastodon* des Anancinés pour le rattacher aux Cuvieroninés.

Cette note apporte des faits très intéressants, mais j'avoue ne pouvoir suivre les auteurs dans certaines de leurs hypothèses et interprétations. Quatre points essentiels méritent discussion.

1° Dès 1950, j'ai mis en évidence l'analogie présentée par les Mastodontes du Brésil avec ceux du Pléistocène supérieur de l'Équateur (Puninien andin et Carolinien côtier), en soulignant que les deux groupes possèdent des défenses non spiralées, dont la bande d'émail, présente chez le jeune, disparaît avant l'âge adulte, et enfin des molaires qui s'usent en trèfles simples. Sur ces bases, j'avais groupé les deux ensembles sous le nom de *Haplomastodon* (d'abord proposé comme sous-genre de *Stegomastodon*). Par la suite, des photographies, aimablement communiquées par L. PRICE, m'ont fait

connaître un atlas d'Araxá, muni de deux trous transversaires tandis que mes échantillons équatoriens en étaient tous dépourvus et se séparaient ainsi de tous les autres Proboscidiens connus ; j'ai cru devoir alors (1952) séparer les deux ensembles, en supposant toutefois que celui de l'Équateur s'enracinait probablement dans celui du Brésil. Aujourd'hui, les observations de SIMPSON et PAULA COUTO s'opposent à cette séparation, et renforcent cette parenté, puisque certains atlas d'Araxá (non encore figurés) seraient semblables à ceux de l'Équateur. On peut donc à nouveau grouper les deux ensembles sous le nom de *Haplomastodon* en reprenant pour celui-ci la diagnose et la compréhension que j'avais d'abord adoptées (HOFFSTETTER, 1950, p. 6), avec lesquelles coïncident celles que proposent les auteurs. Ce disant, je n'entends pas abandonner la considération d'autres caractères importants (crâne, atlas), qui seront examinés plus loin.

2° Par contre, il me semble très imprudent d'admettre dès maintenant la synonymie spécifique proposée par les auteurs. En particulier, je ne vois aucune raison d'abandonner, pour l'espèce andine, le nom de *H. chimborazi* (Proaño 1922), fondé sur un type excellent (crâne complet et divers éléments squelettiques d'un même individu), bien daté (dernier interglaciaire andin = Puninien), illustré dans ses variations par divers restes de la même espèce rencontrés dans la même cangahua puninienne, à des altitudes concordantes de l'ordre de 2.500-3.000 m. Au contraire le nom de *H. waringi* (Holland 1920), qui nous est proposé en remplacement, a été appliqué à un mauvais matériel fragmentaire, récolté à quelque 4.500 km plus à l'E., à une altitude bien inférieure, dans un niveau indéterminé du Quaternaire, toutes conditions qui rendent la synonymie au moins suspecte ; mais surtout le nom de HOLLAND n'est accompagné d'aucune figure ni diagnose suffisante, ce qui le rend actuellement irrecevable¹. Bien entendu, il pourrait être revalidé, à partir du matériel original (Carnegie Museum, n° 11.033) et de topotypes, mais en aucun cas il ne peut prétendre à une priorité sur un nom correctement défini avant cette éventuelle revalidation. En fait, l'espèce brésilienne attend encore une description satisfaisante, et des précisions sur sa répartition stratigraphique et biogéographique. C'est seulement ensuite qu'il sera possible de discuter les synonymies spécifiques, et, en conséquence, de fixer la nomenclature.

3° La variation constatée par les auteurs en ce qui concerne les foramens atlantiens de la population d'Araxá est un fait du plus haut intérêt, et tout à fait imprévu. Elle concerne en effet un caractère important, qui traduit une modification radicale du trajet des

1. Il en est de même, à plus forte raison, du nomen nudum *brasiliensis* Lund in LESSON 1842 que, faute de mieux, j'ai parfois utilisé pour désigner l'espèce brésilienne.

artères vertébrales. Nécessairement discontinue, une telle variation ne peut être traitée sur le même pied que la majorité des classiques variations individuelles, lesquelles se présentent comme des fluctuations continues. Pour ma part, j'interprète la population d'Araxá, quant à ce caractère, comme un mélange de types banaux (foramens transversaires présents) et d'une certaine proportion de mutants (mêmes foramens absents). On ne peut décider, dans le cas présent, si le polymorphisme intraspécifique ainsi réalisé était stable ou non. Mais il est permis de penser que la population considérée était en pleine évolution, qu'elle se trouvait précisément au stade d'affolement génétique qui doit accompagner la naissance d'un rameau. Une ségrégation aidant, elle a pu donner naissance à une nouvelle unité taxinomique, constituée exclusivement de mutants. C'est peut-être précisément le cas des *Haplomastodon* du Pléistocène supérieur équatorien. Car on ne peut conclure, parce que la population d'Araxá est polymorphe, à un égal polymorphisme de celle de l'Équateur. En ce qui concerne cette dernière, je sais seulement que les 4 seuls atlas connus (tous quatre figurés en 1952, fig. 48 et 48 bis) sont tous dépourvus de trous transversaires. Statistiquement faible, ce nombre n'est cependant pas dénué de toute signification. Pour s'en tenir aux faits, et jusqu'à l'éventuelle découverte, dans le Pléistocène supérieur équatorien, d'un atlas muni de foramens transversaires, on est contraint de considérer la population équatorienne comme apparemment homogène quant à ce caractère.

En ce qui concerne la valeur taxinomique de la mutation considérée, je ne puis m'empêcher de noter une certaine contradiction chez les auteurs qui d'une part (pp. 10 et 18) souhaitent en taxinomie l'application de méthodes modernes, basées sur des populations, plutôt que des vieilles méthodes typologiques (ce à quoi je souscris entièrement) et qui, d'autre part, refusent toute signification taxinomique à un caractère lorsque celui-ci est variable (p. 10). Il me semble que précisément l'étude d'une population doit permettre d'introduire des éléments statistiques dans la caractérisation de celle-ci. De toute façon, l'apparition de mutants dans une population, et l'apparente généralisation de cette mutation dans un groupe dérivé — surtout s'il s'agit d'une modification anatomique remarquable — a une évidente signification évolutive ; elle doit être prise en considération dans la caractérisation du groupe intéressé.

On notera que l'interprétation ici proposée accroît singulièrement l'intérêt de l'observation de SIMPSON et PAULA COUTO, puisque la population d'Araxá représenterait un cas rarissime, extrêmement suggestif, qui paraît coïncider avec la naissance d'un rameau.

Nota. — Je réserve pour plus tard la considération de la mutation homologue, mais apparemment non synchronique, concernant l'axis. Les deux pièces connues du Carolinien sont munies de foramens

transversaires. Du Puninien, je ne connais qu'un échantillon, dépourvu des mêmes foramens. Si, comme le notent les auteurs, la population d'Araxá est variable à cet égard, il est préférable d'attendre pour juger de l'homogénéité respective des deux ensembles équatoriens, et par conséquent de la validité de leur séparation taxinomique.

4° Selon les auteurs (pp. 12 et 19), on aurait « supposé » que *Haplomastodon* possédait un crâne élevé, de type ananciné. Sur ce point, aucune « supposition » n'est permise puisqu'on connaît, en particulier, le crâne de l'individu type de l'espèce génotype. Il s'agit de la belle pièce récoltée à Punín par le Chanoine PROAÑO en 1894, pièce sur laquelle ont été fondées d'une part l'espèce *chimborazi* Proaño 1922, d'autre part l'espèce synonyme *ayora(e)* Spillmann 1928 emend. Cabrera 1929. Sous divers noms, la pièce a été figurée en 1903 (article anonyme dans *Cosmos*), en 1922 (PROAÑO), 1928, 1931 (SPILLMANN), 1936 (OSBORN) et 1950 (ARÁUZ)¹. C'est clairement une tête d'Ananciné, et les opinions des divers spécialistes sont, pour une fois, parfaitement concordantes : BOULE (1920, pp. 70-71) l'attribue à « *Mastodon Humboldti* » (nom sous lequel il groupait les Anancinés sud-américains) ; CABRERA (1929, pp. 97 et 137) le rattache à *Stegomastodon* ; OSBORN (1935, pp. 583-585) en fait un « *Cuvieronius* » (dans une acception qui équivaut à celle de *Stegomastodon* sud-américain) ; pour ma part, en soulignant ses particularités, je l'ai séparé sous le nom de *Haplomastodon*, d'abord comme un sous-genre (1950) puis comme un genre propre (1952), mais toujours étroitement lié à *Stegomastodon*. L'aspect externe du crâne est très convaincant ; la coupe sagittale est plus démonstrative encore. Je la reproduis ici (fig. 1 B) d'après les figures de SPILLMANN (1931, en face p. 64) et d'OSBORN (1936, fig. 549, p. 583). Il n'est pas besoin d'énumérer les différences profondes et évidentes qui séparent ce crâne de celui de *Cuvieronius* (fig. 1 C). Au contraire, bien qu'un peu moins élevé, le crâne du type de *Haplomastodon* s'accorde par son style avec celui de la pièce du Cocuy, Colombie (fig. 1 A), étudiée par BOULE. (Cette dernière pièce est généralement admise comme un *Stegomastodon* ; il n'est pas impossible que ce soit une espèce particulière de *Haplomastodon* ; c'est en tout cas un Ananciné indiscutable). Je suis convaincu que ces figures classiques entraîneront la même interprétation de la part de SIMPSON et PAULA COUTO qui, sans que je puisse me l'expliquer, semblent les avoir ignorées. J'ajouterai que, si des études ultérieures révélaient un crâne surbaissé chez l'espèce brésilienne, elles prouveraient simplement que celle-ci n'est pas un *Haplomastodon* ; c'est d'ailleurs

1. Voir les références précises de ces diverses figures dans HOFFSTETTER 1952, pp. 192-193.

peu probable, car la pièce incomplète figurée par WINGE (1906, pl. IX, fig. 1-3), si toutefois elle n'a pas subi de restauration incorrecte, suggère également un crâne élevé, de type ananciné ; d'autre

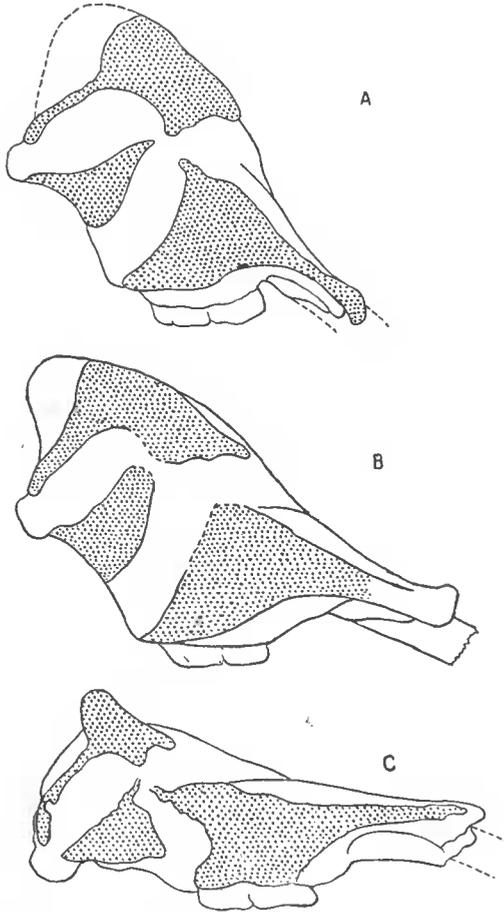


FIG. 1. — Crânes de Mastodontes sud-américains, coupe sagittale. A : Ananciné (*Stegomastodon* ?) du Cocuy (Colombie), $\times 1/15$; d'ap. BOULE. — B : Ananciné (type de *Haplomastodon chimborazi*) de Punin (Equateur), $\times 1/17$, d'ap. SPILLMANN et OSBORN. — C : Cuvieroniné (*Cuvieronius hyodon*) de Tarija (Bolivie), $\times 1/15$, d'ap. BOULE.

part et surtout, la mutation concernant l'atlas et l'axis, à laquelle les auteurs refusent toute signification, me paraît au contraire un puissant argument en faveur de la parenté des formes brésiliennes

et équatoriennes, chez lesquelles on doit attendre une architecture crânienne comparable.

Par ailleurs, les défenses adultes de *Haplomastodon* s'accordent parfaitement avec celles des *Stegomastodon* argentins ; elles diffèrent de celles de *Cuvieronius* par leur section, leur effilement progressif et l'absence de torsion hélicoïdale¹. Enfin, les os des membres conduisent aux mêmes conclusions.

Tous ces faits concourent à démontrer que *Haplomastodon* est bien un Ananciné. Au contraire, l'hypothèse de SIMPSON et PAULA COUTO, visant à le rapprocher de *Cuvieronius*, ne s'appuie en définitive que sur la morphologie simple des molaires. En fait, cette simplicité traduit, chez les deux genres, un degré d'évolution comparable, et peu avancé, en ce qui concerne ce caractère. Elle n'implique nullement une parenté immédiate. Elle est, au total, de faible poids quand on la met en balance avec le faisceau de caractères qui militent en faveur du rattachement de *Haplomastodon* aux Anancinés.

Conclusions.

Le travail considéré, dont j'apprécie les apports, ne modifie pratiquement pas la compréhension phylogénique des Mastodontes sud-américains, telle que je l'ai exposée en 1950 et 1952.

Dans la faune néotropicale, *Cuvieronius* reste un genre bien séparé, caractérisé par son crâne surbaissé, ses défenses à torsion hélicoïdale, et divers caractères ostéologiques. Il s'est confiné dans une aire occidentale, qui comprend la région andine et une partie du littoral chilien. Il ne paraît pas avoir atteint le Pléistocène supérieur.

Tous les autres Mastodontes sud-américains sont pour moi des Anancinés. Je ne crois pas qu'on puisse le discuter pour *Stegomastodon* et *Haplomastodon*. Seul *Notiomastodon* impose des réserves, que j'ai déjà exprimées, car son crâne est inconnu ; mais la forme de ses défenses (progressivement effilées, simplement recourbées sans torsion hélicoïdale) et celle de ses molaires (doubles trèfles, disposition alternante des cuspidés de M_3) apportent des arguments sérieux en faveur de mon interprétation provisoire ; la présence d'une bande d'émail sur les défenses ne suffit pas à l'exclusion des Anancinés, puisque *Haplomastodon* conserve ce même caractère sur les pièces juvéniles.

Ces divers Anancinés sont assez proches les uns des autres pour qu'on puisse leur supposer une souche commune, sans qu'il soit pos-

1. SIMPSON et PAULA COUTO indiquent que les défenses juvéniles de *Haplomastodon* présenteraient une légère torsion spirale. Je n'ai observé aucune trace de celle-ci sur le matériel équatorien : voir HOFFSTETTER 1950, fig. 2 et 3 ; 1952, fig. 45 et 46.

sible encore de préciser si la différenciation des 3 rameaux a précédé ou suivi l'arrivée du groupe en Amérique du Sud.

Cette différenciation concerne essentiellement les trois caractères suivants :

- A. Défenses : 1. à bande d'émail persistante jusqu'à l'âge adulte ;
2. à bande d'émail présente seulement chez le jeune ;
3. sans trace d'émail.
- B. Molaires : 1. à trèfles simples ;
2. à trèfles doubles.
- C. Atlas : 1. muni de trous transversaires ;
2. quelquefois (une certaine proportion de mutants) sans trous transversaires ;
3. sans trous transversaires.

(Nota : L'axis subit la même évolution, mais apparemment non synchrone).

La forme souche devait présenter ces 3 caractères à leur état le moins évolué, soit A1, B1, C1. Elle est encore inconnue.

Les molaires atteignent le stade B2 chez *Stegomastodon*¹ et *Notiomastodon*, qui se distinguent l'un de l'autre par la rétention de l'état A1 chez le second, tandis que le premier atteint le stade A3 (ou peut-être A2, car on est bien mal informé sur les jeunes).

Seul parmi les formes connues, *Haplomastodon*, principalement intertropical, demeure au stade B1. Ses défenses sont du type A2. Il se singularise en outre par l'évolution du caractère C, qui présente le degré C2 au Brésil, au moins dans la population d'Araxá, et qui paraît atteindre C3 dans le Pléistocène supérieur de l'Équateur.

Je ne discuterai pas ici du rang et de la possible hiérarchisation de ces trois unités qui ne sont peut-être, comme je le suggérais en 1950, que des sous-genres d'un grand genre *Stegomastodon*. Ces détails de nomenclature n'ont, dans le problème considéré, qu'un intérêt secondaire. Mais il est satisfaisant de noter que les rapports phylogéniques, si obscurs au début, se dégagent peu à peu, à mesure que s'accroît le champ d'observation et qu'il couvre des territoires jusqu'ici délaissés. Il reste encore beaucoup à faire, en particulier dans la distinction des faunes successives de chaque territoire, dans la description précise de chaque espèce, avec ses variations, avec aussi sa distribution horizontale et verticale. L'Amérique du Nord et du Centre, dont les formes du Pliocène sont mal connues, possède aussi la clé de bien des problèmes. C'est seulement au terme de ce vaste programme qu'on pourra prétendre à une compréhension exacte d'une question difficile.

Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

1. Je considère ici les « *Stegomastodon* » argentins qui, je l'ai déjà dit, pourraient représenter un rameau phylogéniquement distinct de celui des vrais *Stegomastodon* nord-américains.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOULE (M.) & THEVENIN (A.), 1920. — Mammifères fossiles de Tarija. In-4°, vii + 256 p., 65 fig., 26 pl., Paris (Soudier).
- CABRERA (A.), 1929. — Una revisión de los Mastodontes argentinos. *Rev. Mus. La Plata*, t. 32, pp. 61-144, 35 fig., 2 pl.
- HOFFSTETTER (R.), 1950. — Observaciones sobre los Mastodontes de Sud América y especialmente del Ecuador. *Haplomastodon*, subgen. nov. de *Stegomastodon*. *Publ. Esc. Polit. Nac.*, año 1950, n° 1, 49 p., 6 fig., Quito.
- HOFFSTETTER (R.), 1952. — Les Mammifères pléistocènes de la République de l'Équateur. *Mém. Soc. Géol. France*, t. 31, mém. 66, 391 p., 110 fig., 8 pl.
- HOLLAND (W. J.), 1920. — Fossils Mammals collected at Pedra Vermelha, Bahia, Brazil, by Gerald A. Waring. *Ann. Carnegie Mus.*, vol. 13, pp. 224-232.
- OSBORN (H. F.), 1936. — Proboscidea, vol. I. In-4°, xl + 802 p., 680 fig., New York (Amer. Mus.).
- SIMPSON (G. G.) & PAULA COUTO (C. de), 1955. — Os Mastodontes do Brasil (The Mastodonts of Brazil). *Cons. Nac. Pesq., Bol.*, n° 2, 20 p., 3 fig., Rio de Janeiro.
- SPILLMANN (F.), 1931. — Die Säugetiere Ecuadors im Wandel der Zeit. In-8°, 112 p., 25 pl. non numérotées. Quito (Univ. Centr.).
- WINGE (H.), 1906. — Jordfundne og nulevende Hovdyr (Ungulata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii*, vol. IV (= Bd. III, 1). In-4°, 239 p., 9 pl. Kjøbenhavn (Hagerups).